

الباب الرابع

التضاعف الكروموزومي

Polyploidy

١ - مقدمة :

جميع النباتات التي تحدثنا عنها للآن ثنائية الكروموزومات (diploid) أى ان خلاياها الخضرية تحتوى على عدد من الكروموزومات يساوى ضعف العدد الأساسى - وان هذه النباتات تنتج خلاياها التناسلية بطريقة الانقسام الاختزالى والتي يكون عدد الكروموزومات فيها تبعاً لذلك أحادياً (haploid)

وقد اصطلاحنا على تسمية المجموعة الكروموزومية فى الخلايا الخضرية بالرمز (٢ ن) وتلك التي فى الخلايا التناسلية بالرمز (ن) أى النصف تماماً فى كل الخواص - ودورة حياة نبات مثل هذا يتم فيها التعاقب بين جيل ثنائى يمثل النبات بأكمله وجيل أحادى يمثل الخلايا التناسلية فقط وهذه باتحاد اثنين منها احدهما ذكورية والأخرى أنثوية تتكون البذرة التي ينشأ عنها نسل جديد ثنائى وهكذا .

وقد درسنا فى مثل هذه النباتات السلوك السيتولوجى فى انقسام الخلايا والسلوك الوراثى فى الانعزالات بمختلف أنواعها - إذ لا جدال فى أن كلا السلوكين متعلق بالآخر - فالتكوين الوراثى والنسب الوراثية تتمشى للدرجة كبيرة مع التركيب السيتولوجى بحيث أصبح من المستطاع التكهين بأحدهما من الإلمام بالآخر - والأساس فى جميع الأحوال مبنى على طريقة سلوك

الكروموزومات أثناء الانقسام الاختزالي حيث تجتمع الكروموزومات المتشابهة أزواجاً مكونة (bivalents) وهذه تنفصل مكوناتها عن بعضها البعض في دور الانفصال فتتكون الحاميطات المختلفة وهكذا تدور الدائرة من جيل لآخر بانتظام تام ووفقاً لقواعد ثابتة .

٢ - النباتات الأحادية (Haploids) :

في بعض الأحوال تنشط البويضات وتنمو مكونة بذرة من غير تلقيح وهذه أحوال نادرة معروفة في بعض النباتات دون غيرها - ومثل هذه البذرة تكون بطبيعة الحال أحادية الكروموزومات بحيث أنها عند إنباتها تعطينا نباتاً كاملاً تكون خلاياه الخضرية نفسها أحادية الكروموزومات - والمشاهد أن مثل هذه النباتات تكون ضعيفة النمو صغيرة الحجم إلا أنها تكون صورة مصغرة طبق الأصل للأُم التي نمت منه - والنباتات الأحادية تكون عقيمة عقماً تاماً وذلك لأن كروموزوماتها غير متشابهة (وهذه من خصائص المجموعة الأحادية) ولذلك فإن الانقسام الاختزالي لا يكون منتظماً لعدم ازدواج الكروموزومات بحيث لا تتكون الأزواج الكروموزومية (bivalents) بأى حال من الأحوال - وحيث إن الأمر كذلك فإن ترتيبها على المحيط الاستوائى لا يكون منتظماً ويتبع هذا بالتالى أن توزيعها على قطبي المغزل لا يكون متساوياً واعدادها تتراوح بين صفر والعدد الأحادى الكامل .

من ذلك نرى أن النباتات الأحادية عقيمة عقماً تاماً لعدم استطاعتها تكوين خلايا تناسلية - إلا في حالة واحدة فقط وهي أن يصادف تكوين حبة لقاح بها المجموعة بأكملها وتكوين بويضة كذلك بها المجموعة بأكملها وزيادة على ذلك أن تلقح هذه الحبة اللقاحية هذه البويضة بالذات - فمن هذا ومن هذا فقط تتكون بذرة تكون ثنائية لأنها احتوت مجموعتين أحاديتين - وحصول مثل هذا في حكم المستحيل فهو فرض فقط لا يحتمل حصوله إذ أنه يتناقض مع قوانين القرص وسنن الطبيعة .

نستنتج من هذا أن النباتات الأحادية لا قيمة لها من الناحية الاقتصادية - وقد يكون بالاستطاعة تكاثرها خضرياً إذا كانت لها أية فائدة - أما تناسلياً فهي عقيمة عمقاً تماماً - وقد أمكن بطرق صناعية مضاعفة عدد الكروموزومات فيها - وهذه الطريقة وحدها ينتج عنها بذور ثنائية تكون من الناحية الوراثية نقية نقاوة تامة وينتج عنها ما يسمى بالسلالة النقية أى (Pure line) - وفيما عدا ذلك فهي لا تصلح اقتصادياً لأى غرض من الأغراض .

٣ - النباتات عديدة الكروموزومات (Polyploids):

أثبت البحث وجود نباتات تحتوى خلاياها الخضرية على أعداد من الكروموزومات تزيد عن العدد الثنائى ويطلق عليها الاسم العلمى عديدة الكروموزومات (Polyploids) - وأهم هذه هى تلك التى تحتوى على مضاعفات كاملة للعدد الأساسى وهى على عدة أشكال كالتالى :-

١ - ثلاثية الكروموزومات - (triploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على ثلاثة مجاميع أحادية .

٢ - رباعية الكروموزومات - (tetraploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على أربع مجاميع أحادية .

٣ - خماسية الكروموزومات - (Pentaploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على خمس مجاميع أحادية .

٤ - سداسية الكروموزومات - (Hexaploids) وتحتوى خلاياها الخضرية على ست مجاميع أحادية .

وهكذا - وهنا يلزم أن نستعمل الرموز العلمية الدالة على العدد الأساسى للجنس (genus) وعلاقة ذلك بعدد الكروموزومات فى الخلية الخضرية ثم الخلية التناسلية والرموز المستعملة الدالة على هذه المصطلحات الثلاثة هى :-

س (x) = العدد الأساسى للجنس .

ن (n) = العدد الذى تحتويه الخلايا التناسلية أى كان

٢ ن (2n) = العدد الذى تحتويه الخلايا الخضرية أى كان .

فاذا فرضنا مثلا أن العدد الأساسي في جنس ما هو x أي أن $(x = 4)$ ففيا يلي الرموز الدالة على التكوينات السيتولوجية المختلفة في أنواع هذا الجنس مصورة في (جدول ٧) .

(جدول ٧)

جدول يبين أوجه استعمال الرموز السيتولوجية في حالات النضاعف الكروموزومي على فرض أن العدد الأساسي للجنس هو $x = 4$

عدد الكروموزومات في الخلايا التناسلية (ن)	عدد الكروموزومات في الخلايا الخضرية (٢ ن)	رمزه بالنسبة للعدد الأساسي (س)	النوع Species
٤ أي ن = ٤	٨ أي ٢ ن = ٨	٢ س	ثنائي Diploid
٦ أي ن = ٦ ^(١) ^(٢)	١٢ أي ٢ ن = ١٢	٣ س	ثلاثي Triploid
٨ أي ن = ٨	١٦ أي ٢ ن = ١٦	٤ س	رباعي Tetraploid
١٠ أي ن = ١٠ ^(١) ^(٢)	٢٠ أي ٢ ن = ٢٠	٥ س	خماسي Pentaploid
١٢ أي ن = ١٢	٢٤ أي ٢ ن = ٢٤	٦ س	سداسي Hexaploid

(١) علامات الاستفهام في حالي النباتات الثلاثية والخماسية الكروموزومات تدل على أن العدد المرقوم للخلايا التناسلية فيها هو عدد نظري فقط إذ أن نسبة العقم بها كبيرة وتتكون خلايا تناسلية عديدة بأعداد تزيد أو تنقص عن العدد المرقوم .

ويلاحظ من الجدول السابق النقط الآتية :-

١ - الرمز السيتولوجى للنوع يدل على مضاعفات العدد الأساسى الموجودة فيه بمعنى أنه إذا كان رباعى الكروموزومات فان رمزه بالنسبة للعدد الأساسى هو ٤ س وإذا كان سداسياً فهو ٦ س وهكذا .

٢ - يطلق الرمز (٢ ن) على عدد الكروموزومات فى الخلايا الخضرية مهما كان مقدار التضاعف الكروموزومى - بمعنى أنه يطلق سواء بسواء على النباتات الثنائية أو الرباعية أو السداسية وهكذا على أنه يجب أن يقرب العدد بالرمز فيقال فى مثلنا هذا ان (٢ ن = ٨) فى النبات الثنائى ، ٢ ن = ١٢ فى الثلاثى ، ٢ ن = ١٦ فى الرباعى وهكذا - هذا فى الوقت الذى يكون النبات الثنائى بالنسبة للعدد الأساسى هو (٢ س) والثلاثى (٣ س) والرباعى (٤ س) وهكذا .

٣ - يطلق الرمز (ن) على عدد الكروموزومات فى الخلايا التناسلية أى تلك التى تنتج عن عملية الانقسام الاختزالى - وبدىهى أن عدد الكروموزومات فيها يتزايد تبعاً لمدى التضاعف الكروموزومى فى النبات فينبأ نجد أن (ن) فى النبات الثنائى = ٤ نجد أن عدد الكروموزومات فى الخلايا التناسلية للنبات الرباعى هو ٨ أى نصف الست عشرة الموجودة فى خلاياه الخضرية - وهنا أيضاً يقال ان (ن = ٨) وهكذا .

٣ - النبات الثنائى وحده هو الذى يتفق فيه رمزاً (٢ س ، ٢ ن) لدلالتهما على نفس العدد - وكذلك الرمزان (ن ، س) أما فى جميع النباتات ذات التضاعف الكروموزومى فهناك اختلاف بين الرموز وبعضها البعض كما سبق القول .

والنباتات ذات التضاعف الكروموزومى أحياناً توجد بحيث تزيد عن ضعف العدد الأساسى زيادة تقل عن إضافة تامة لمجموعة أحادية - فإذا فرضنا أن العدد الأساسى هو ٨ كروموزومات - فقد نجد نباتات بها مثلاً ١٧ كروموزوماً أو ١٨ وهكذا أى زيادة عن العدد الثنائى وهو ١٦ ولكن الزيادة لا تصل إلى

٢٤ (وهي إضافة مجموعة أحادية كاملة تجعل النبات ثلاثي الكروموزومات) -
ويرمز لهذه النباتات بالرموز (٢ س + ١)، (٢ س + ٢)، (٢ س + ١ + ١)،
(٤ س + ١) وهكذا بشرط أن تكون الزيادة كما قلنا أقل من العدد
الأساسي .

على أن أهمية هذه الأنواع من التضاعف الكروموزومي محدودة جداً في
التربية ولذلك لن نعطيها اهتمامنا - وسنركز ذلك على التضاعف المنتظم الناتج
عن إضافات كاملة للمجموعة الأحادية مرة أو مرتان أو ثلاث وهكذا .

٤ - مسببات التضاعف الكروموزومي :

هناك سببان رئيسيان لتكوين النباتات عديدة الكروموزومات :

الأول - بطريقة التضاعف الخضري (Somatic Doubling) :

معلوم أن النبات ينمو بواسطة انقسامات خضرية بحيث لا يتغير عدد
الكروموزومات في جميع الخلايا الناشئة - إلا أنه قد يحدث عند تكوين فرع
جديد من نبات عادي ثنائي الكروموزومات أن الخلية الأصلية التي تبدأ في
الانقسام لتكوين هذا الفرع يحصل فيها خلل أثناء انقسامها بحيث لا تتم عملية
انقسام الخلية بالطريقة المعروفة - والذي يحصل هو أن الكروموزومات عندما
تنظم على المحور الاستوائي ثم تنفصل كروماتيداتهما إلى القطبين المتضادين
(راجع أشكال ٧ ، ٨ ، ٩ ، ١٠) - لا يتكون الجدار الخلوي الذي يقسم
الخلية إلى قسمين وبالتالي لا تتكون نواتان كالمعتاد بل تبقى الكروماتيدات المتباعدة
جميعها في خلية واحدة - والنتيجة إذن هي تكوين خلية خضرية تحتوي على
ضعف عدد الكروموزومات الموجودة في الخلايا الخضرية الأخرى - أي أنها

تصبح خلية رباعية الكروموزومات - ومثل هذه الخلية تشرح في الانقسام بعد ذلك فيتكون منها فرع تكون جميع خلاياه رباعية الكروموزومات - ومثل هذا الفرع يعطينا صنفاً جديداً رباعى الكروموزومات اما بالتكاثر الخضرى منه أو بأخذ بذور من الثمار التى تتكون عليه ويتم تلقيحها ذاتياً .

الثانى - بطريقة التضاعف الجاميطى (Doubling in gametogenesis):

السلوك العادى فى النبات الثنائى أثناء تكوين الخلايا التناسلية هو أن تتكون هذه الخلايا بحيث تحتوى كل منها على نصف عدد الكروموزومات الموجودة فى الخلية الخضرية - ويتم هذا كما سبق الشرح بطريقة الانقسام الاختزال وأطوارها المتتابعة .

ويحصل أحياناً شذوذ أو خلل فى عملية الانقسام الاختزالى بحيث أن الكروموزومين المتزاوجين (bivalent) عند انفصالهما لا يتكون الحدار الخلوى الذى يفصل الخلية إلى خليتين (راجع أشكال ١٨ ، ١٩ ، ٢٠) وبالتالي لا تتكون خليتان منفصلتان وتكون النتيجة أن تبقى الكروموزومات المنفصلة مع بعضها البعض فى خلية واحدة - ومثل هذه الخلية بطبيعة الحال ستعطى خلايا تناسلية غير مختزلة العدد (unreduced) أى تكون ثنائية مثل الخلايا الخضرية تماماً .

من ذلك نرى أن مثل هذه النباتات تتكون فيها بهذه الطريقة خلايا تناسلية غير مختزلة أى ثنائية الكروموزومات (وايست أحادية كما يجب) .

ولنتصور الآن ما يحدث إذا تمكنت إحدى هذه الخلايا التناسلية من إتمام عملية الاخصاب فأنها :-

١ - اما أن تتحد مع خلية تناسلية عادية أى أحادية - وتكون النتيجة تكوين بذرة ينتج عنها نبات ثلاثى الكروموزومات .

٢ - وإما أن تتحد مع واحدة مشابهة لها أى ثنائية تكون قد تكونت بنفس الطريقة فى الجنس الآخر - وهنا تكون النتيجة تكوين بذرة ينتج عنها نبات رباعى الكروموزومات .

٥ - أصول النباتات المتضاعفة الكروموزومات :

تنقسم النباتات المتضاعفة الكروموزومات - من حيث منشأها أو أصلها إلى قسمين أساسيين : -

الأول - النباتات ذات التضاعف الذاتى (Autopolyploids):

وهى النباتات المتضاعفة التى نشأت عن نباتات ثنائية خصبة تركيبها السيتولوجى عادى سليم (أى أن كل كروموزوم فيها ممثل مرتين وبذلك تكون خصوبتها تامة نتيجة لتزاوج تام بين الكروموزومات المتشابهة ذات الأصل الواحد) .

ومثل هذه النباتات المتضاعفة حينئذ - (وغالباً ما تكون رباعية) - تتميز بأن كل كروموزوم فيها يكون ممثلاً أربعة مرات - فإذا فرضنا مثلاً أن النبات الثنائى الأصيل السليم يحتوى على أربعة أزواج من الكروموزومات بالشكل الآتى : -

AB CD EF GH

AB CD EF GH

أى ان مجموعته الأحادية هى الأربعة كروموزومات

AB, CD, EF, GH

فان هذا النبات الثنائي عندما يتضاعف عدد الكروموزومات فيه يعطينا نباتاً رباعياً يكون تركيبه الكروموزومي كالآتي : -

AB CD EF GH

AB CD EF GH

AB CD EF GH

AB CD EF GH

وغنى عن القول أن ٢ ن في النبات الثنائي = ٨ وهو ٢ ن بالنسبة للعدد الأساسى .

اما ٢ ن في النبات الرباعى = ١٦ وهو ٤ ن بالنسبة للعدد الأساسى .

ان مثل هذا النبات الرباعى هو الذى يطلق عليه اسم نبات رباعى ذات تضاعف ذاتى أى (autotetraploid)

الثانى - النباتات ذات التضاعف الهجينى (Allopolyploids) :

وهى النباتات المتضاعفة التى نشأت عن نباتات ثنائية غالباً ما تكون عقيمة لأنها هجن بين نوعين مختلفين من جنس واحد أو حتى بين جنسين مختلفين - والتركيب السيتولوجى لهذه النباتات الثنائية فيه من التآلف ما يكفى لبقائها حية ولكن اختلاف الكروموزومات بين الأبوين المكونين لها لا يؤهلها لأن تنتج خلايا تناسلية وبذلك تصبح عقيمة - ولقد وجد أن تضاعف الكروموزومات فيها يعطى نباتاً رباعى التضاعف ويكون خصباً .

وزيادة فى الإيضاح عن منشأ هذا النوع من التضاعف نضرب المثل

الآتى :-

نفرض أن نباتاً ثنائياً يتركب سيتولوجياً من أربعة أزواج من الكروموزومات بالشكل الآتى : -

$$\begin{array}{cccc} \text{AB} & \text{CD} & \text{EF} & \text{GH} \\ \text{AB} & \text{CD} & \text{EF} & \text{GH} \end{array}$$

ونفرض أن هناك نباتاً ثنائياً آخر من نوع مختلف له نفس العدد من الكروموزومات أى أربعة أزواج وتركيبه السيتولوجى كالآتى :-

$$\begin{array}{cccc} \text{MN} & \text{OP} & \text{RS} & \text{YZ} \\ \text{MN} & \text{OP} & \text{RS} & \text{YZ} \end{array}$$

وجدير بالذكر أن كلا منهما فى حد ذاته نبات ثنائى خصب سليم التكوين ولكن إذا فرضنا ونجحنا فى عمل تهجين بينهما فان النبات المتكون يجمع بين مجموعة أحادية من كل منهما وبذلك يكون تكوينه السيتولوجى كالآتى :-

$$\begin{array}{cccc} \text{AB} & \text{CD} & \text{EF} & \text{GH} \\ \text{MN} & \text{OP} & \text{RS} & \text{YZ} \end{array}$$

ويكون مثل هذا الهجين الثنائى عقياً إذ أنه لا يتم التزاوج بين كروموزماته من الأبوين المختلفين وذلك لعدم وجود شبه بينها لأنها من أصول مختلفة .

فاذا تضاعف عدد الكروموزومات فيه ينتج نبات رباعى الكروموزومات يكون تكوينه السيتولوجى كالآتى :-

$$\begin{array}{cccccccc} \text{AB} & \text{CD} & \text{EF} & \text{GH} & \text{MN} & \text{OP} & \text{RS} & \text{YZ} \\ \text{AB} & \text{CD} & \text{EF} & \text{GH} & \text{MN} & \text{OP} & \text{RS} & \text{YZ} \end{array}$$

ونتيجة التضاعف هو أن كل كروموزوم (ولم يكن له شبيه في الهجين الثنائي) أصبح له شبيه من أصله في الهجين الرباعي – أى ان كل كروموزوم في هذا الهجين الرباعي أصبح ممثلاً مرتين فالخلاف إذن بين هذا النوع من التضاعف الرباعي والنوع السابق أن كل كروموزوم هنا ممثل مرتين فقط مع أنه في الرباعي الذاتى التضاعف يكون ممثلاً أربعة مرات .

وإذا دققنا النظر في التكوين السيتولوجى للنبات الرباعي ذات التضاعف الهجينى نجد أنه فى الحقيقة والأمر الواقع قد جمع بين المجموعتين السيتولوجيتين الثنائيتين لأبويه الأصاليين – ويسمى مثل هذا النبات بالنبات الرباعي ذات التضاعف الهجينى (Allotetraploid)

ولهذا النوع الثانى من التضاعف الكروموزومى أهمية اقتصادية كبرى إذ أن كثيراً من أهم المحاصيل الزراعية الرئيسية تتبعه – ويكفى للتدليل على ذلك أن القطن والقمح هما محصولان من أنواع التضاعف الكروموزومى الهجينى – وسنذكر فيما بعد مغزى هذه الأهمية وأسبابها .

٦ – السلوك السيتولوجى للتضاعف الذاتى فى نبات رباعي

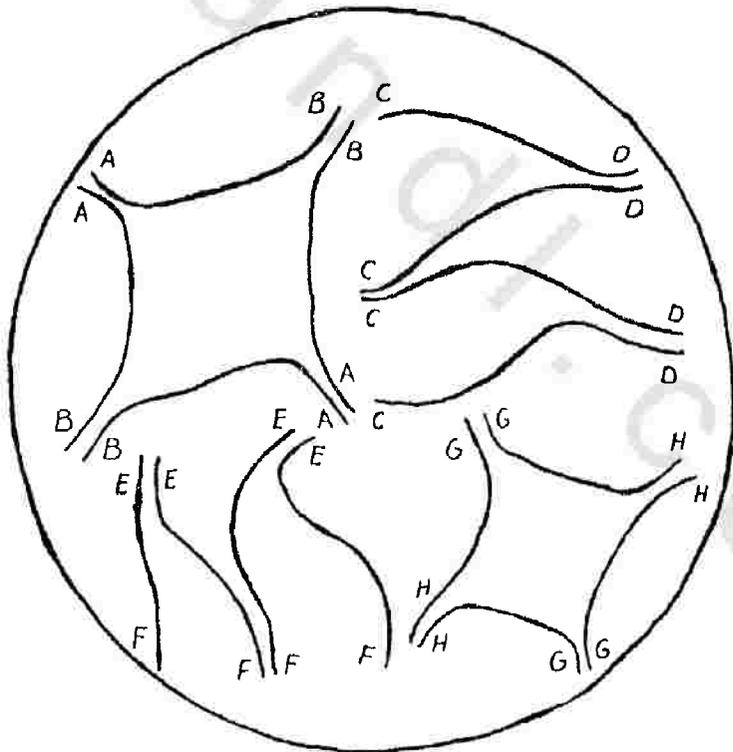
الكروموزومات (Autotetraploid) :

السلوك السيتولوجى لأى نبات يتوقف على التكوين الكروموزومى ومدى التشابه بين الكروموزومات المختلفة – وحيثما وجد التشابه تم التزاوج بين الكروموزومات وهى الخطوة الأولى فى عمليات الانقسام الاختزالى – وبعد ذلك تتابع الخطوات حيث تتكون الكيازومات إلى آخر ما سبق شرحه بالتفصيل فى حالات النباتات الثنائية .

أما الحال هنا حيث نجد أن كل كروموزوم ممثل أربعة مرات وليس مرتان فقط كما هو الحال فى النباتات الثنائية – فان هذه الأربعة كروموزومات المتشابهة تستطيع أن تتجاذب نحو بعضها البعض بنفس الدرجة لتتزاوج جميعها فى مجموعة واحدة – ويسمى هذا النوع من التزاوج بالتزاوج الذاتى (Autosyndesis)

أى انه تزواج بين الكروموزومات ذات الأصل الواحد - وهذه الطريقة هي من خواص النباتات ذات التضاعف الذاتي أى (Autopolyploids) - وهذا طبيعى إذ أن كروموزوماتها المتضاعفة كلها من أصل واحد - ويتم التزاوج بين الكروموزومات المتشابهة وفق شرط أساسى وهو :-

ان الكروموزومات المتشابهة عندما تتجاذب لتتزاوج - فانه مهما كان عددها فانها لا يمكن أن يتحد منها أكثر من اثنين فقط فى أية نقطة من النقط ومع ذلك فانك تجد اثنين منها متحداً فى نقطة ما وفى نفس الوقت تجد أن أحدهما قد اتحد مع ثالث فى نقطة أخرى وهكذا كما هو مبين فى (شكل ٥٠) بحيث تشاهد الأربعة مجاميع كل منها تتكون من الأربعة كروموزومات المتشابهة .



(شكل ٥٠)

دور الزيجوتين (Zygotene) فى نبات رباعى ذاتى التضاعف (Autotetraploid) وترى أربع مجاميع رباعية (4 quadrivalents) كل منها مكونة من الأربعة كروموزومات المتشابهة ويلاحظ أنه لا يمكن أن يتحد فى نقطة واحدة أكثر من كروموزومين اثنين .

واتحاد أكثر من كروموزومين في مجموعة واحدة خاصة من خواص النباتات المتضاعفة الكروموزومات - ويتوقف عدد الكروموزومات في المجموعة الواحدة على مدى التضاعف أو بتعبير آخر على عدد الكروموزومات المتشابهة في المجموعة الكروموزومية .

فبينما نجد أن النبات الثنائي العادي لا يمكن أن يوجد فيه أكثر من كروموزومين متشابهين ولذلك فإن أقصى ما يمكن أن يتحد في مجموعة واحدة هو كروموزومين لتكوين ما يسمى (bivalent)

أما النبات الثلاثي حيث توجد ثلاثة كروموزومات متشابهة فإن هذه تستطيع أن تكون مجاميع من ثلاثة كروموزومات - والنبات الرباعي على هذا الأساس يكون مجاميع من أربعة كروموزومات وهكذا دواليك .

ولكل نوع من هذه المجموعات الكروموزومية اسم سيتولوجي خاص يتمشى مع عدد الكروموزومات المكونة لها وهذه الأسماء هي :-

المجموعة المكونة من كروموزومين تسمى bivalent

» » » ثلاثة كروموزومات تسمى trivalent

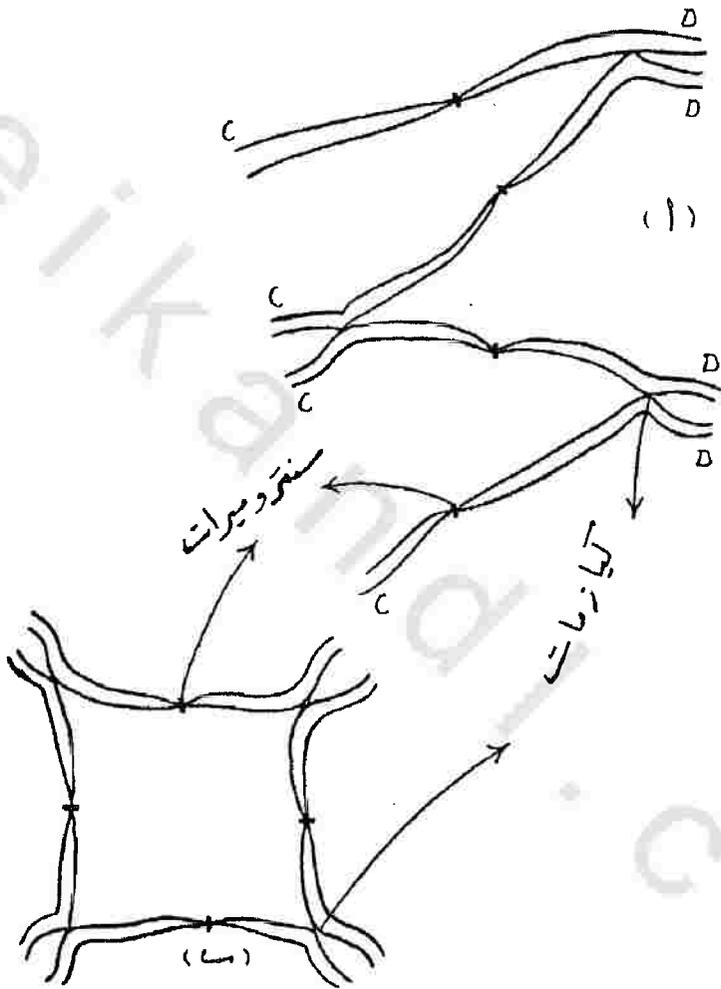
» » » أربعة كروموزومات تسمى quadrivalent

» » » خمسة كروموزومات تسمى pentavalent

» » » ستة كروموزومات تسمى hexavalent وهكذا .

فاذا رجعنا الآن إلى (شكل ٥٠) نجد أن الـ ١٦ كروموزوما في الخلية قد اتحدت في أربعة مجاميع كل منها مكونة من الأربعة كروموزومات المتشابهة ونجد أن اثنين من هذه المجاميع مغلقة أي كونت ما يشبه المربع وهي (AB, AB, AB, AB) ، (GH, GH, GH, GH) - والاثنين الآخرين مفتوحتان أي كونتا ما يشبه السلسلة وهي (CD, CD, CD, CD) ، (EF, EF, EF, EF) - ثم بعد ذلك ينقسم كل كروموزوم طويلاً إلى

كروماتيدية وتتكون الكيازمات بنفس الطريقة التي سبق وصفها في مواقع
الزواج كما هو موضح في (شكل ٥١).



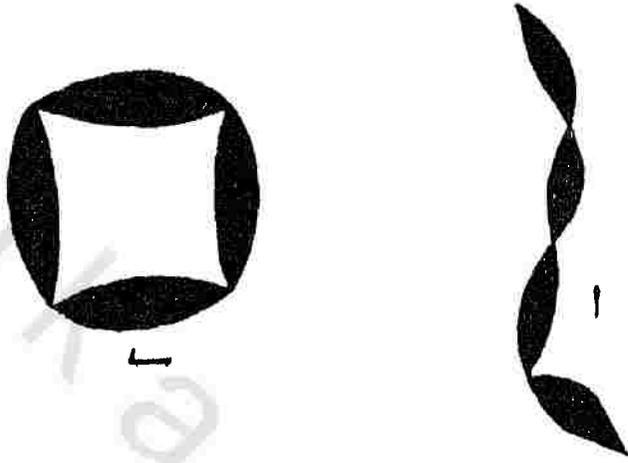
(شكل ٥١)

مجموعتان رباعيتان من الكروموزومات (quadrivalents) في دور الدبلوتين (Diplotene)
وقد تكونت الكيازمات وظهر الانقسام الطولي لكل كروموزوم إلى الكروماتيدين الخاصين به

١ - مجموعة رباعية مفتوحة - (chain quadrivalent)

ب - مجموعة رباعية مغلقة - (ring quadrivalent)

وتستمر نفس الخطوات إلى أن يتم تطرف الكيازومات وتتغير أشكال الكروموزومات إلى أن يحل دور (Metaphase) فيظهر بوضوح الفرق بين المجموعة الرباعية المغلقة (Ring quadrivalent) والمجموعة الرباعية المفتوحة (chain quadrivalent) - كما هو واضح في (شكل ٥٢).



(شكل ٥٢)

نفس المجموعتين الرباعيتين في الدور المتوسط الأول (First Metaphase)

١ - المجموعة الرباعية المفتوحة و ب - المجموعة الرباعية المغلقة

ثم يتكون المغزل وتنظم المجموعات الرباعية على محيطه بحيث أن كل كروموزوم يتصل باحدى خيوط المغزل عن طريق السنتروميير الخاص به كما يظهر في (شكل ٥٣).

والانفصال الذي يتلو لا يكون منتظماً كما رأينا في حالة النباتات الثنائية التي تتكون فيها مجاميع ثنائية فقط (bivalents) وذلك لأن المجموعة الرباعية لكي تنفصل انفصالاً منتظماً يلزم أن يتوجه كروموزومان منها إلى أحد القطبين والكروموزومان الآخران إلى القطب المضاد - ولكن كثيراً ما يحصل أن يتجه ثلاثة إلى قطب وواحد إلى الآخر بل قد يحصل أحياناً أن تتجه المجموعة بأكملها إلى أحد الأقطاب تاركة القطب الآخر خالياً من أى كروموزوم يمثل أعضاء هذه المجموعة .

من ذلك نرى أن القطبين المتضادين لا يحتويان على عدد متماثل من الكروموزومات ولذلك تتكون الخلايا التناسلية محتوية على أعداد من الكروموزومات تزيد أو تقل عن العدد المنتظر وهو (٢ س) - وعلى هذا الأساس تقل نسبة الخصوبة بوجه عام في هذه النباتات ذات التضاعف الكروموزومي الذاتي - ولنا عودة إلى هذا الموضوع بعد حين .



(شكل ٥٣)

خلية كاملة في الدور المتوسط الأول - وقد انتظمت المجاميع الرباعية على المحيط الإستوائي للمنزل - وعددها أربعة مجاميع رباعية - اثنتان مفتحتان واثنتان مغلقتان

أما الآن فسندكر بعض الملاحظات التي تلازم السلوك السيتولوجي لهذا النوع من النباتات الذاتية التضاعف ويمكننا أن نستخلص النقاط الآتية :-

١ - ان تكوين مجموعة رباعية من الكروموزومات (quadrivalent) وبقائها إلى دور (Metaphase) يستلزم تكوين ثلاث كيازومات على الأقل في حالات المجاميع المفتوحة وأربع على الأقل في المجاميع المغلقة .

٢ - قد لا تتكون إحدى الكيازمات في موضع أو آخر من المجموعة فتكون النتيجة أن المجموعة الرباعية لا يكمل تكوينها ويحل محلها اما مجموعتان ثنائيتان أو مجموعة ثلاثية وكروموزوماً أحادياً « أى كروموزوم منفصل غير متحد بشيء ويسمى (univalent) » .

٣ - نتيجة كل هذا أن المجموعة الكروموزومية بأكملها تتواجد على المحيط الاستوائى للمغزل في أشكال متباينة فبعضها يكون رباعياً والبعض الآخر ثلاثياً أو ثنائياً أو أحادياً - ومفهوم بطبيعة الحال أن مجموع الكروموزومات فيها جميعاً يجب أن يساوى أربعة أمثال العدد الأساسى .

فاذا فرضنا مثلاً كالذى نتكلم عنه وفيه ٤ س = ١٦ فان هذه الست عشرة كروموزومات تتشكل بأى شكل من الأشكال الآتية :-

(أ) أربع مجاميع رباعية (4 quadrivalents) = ١٦ كروموزوماً

(ب) مجموعتان رباعيتان + مجموعتان ثلاثيتان + كروموزومان منفردان = ١٦ كروموزوماً
2 univalents + 2 trivalents + 2 quadrivalents

(ج) مجموعة رباعية واحدة + مجموعتان ثلاثيتان + مجموعتان ثنائيتان + كروموزومان منفردان
1 quadrivalent + 2 trivalents + 2 bival-
-ents + 2 univalents

وهكذا يمكن أن تتكون تشكيلات مختلفة للمجموعة بأكملها وكل ذلك متوقف على عدد الكيازمات التى تتكون عند التزاوج في بدء المرحلة - أو فشل أحد الكروموزومات في اللحاق بصحابه المتشابهة .

٤ - حالة مثل هذه عند الانفصال ينتج عنها حتماً عدم انتظام خصوصاً في المجاميع التي تحوى أكثر من كروموزومين وعلى الأخص في الكروموزومات المنفصلة .

٥ - على هذا الأساس تتكون الخلايا التناسلية بأعداد مختلفة من الكروموزومات وهذه عند التلقيح لا تكون مجدية لعدم احتوائها على المجموعة الكروموزومية اللازمة لحيويتها أو لاحتوائها على أزيد مما يؤهلها لتكوين بذرة خصبة صالحة .

٦ - لذلك نجد أن نسبة الخصوبة في هذه النباتات ذات التضاعف الذاتى أقل بكثير عن النباتات الثنائية الكروموزومات وذلك ناشىء عن كثرة الكروموزومات المتشابهة في الأولى مما يؤدي إلى عدم انتظام عملية الانقسام الاختزالي - بعكس الحال في النباتات الثنائية العادية حيث ينتظم الانقسام الاختزالي وبالتالي ينتظم الانفصال وتتكون جاميطات سليمة عالية الحيوية .

٧ - من الواضح أن مثل هذا القول ينطبق على النباتات الثلاثية الكروموزومات (triploids) وكذلك الخماسية (pentaploids) إذ لا تنتظم عملية الانقسام الاختزالي فيها وبالتالي يكون الانفصال بحيث تتكون جاميطات متباينة الأعداد الكروموزومية مما يسبب وجود نسبة مرتفعة من العقم فيها .

٨ - هذه أمثلة واضحة لتأثير التركيب السيتولوجي على درجة الخصوبة ومنها يتضح وجود علاقة وثيقة بين الانتظام في سلوك الكروموزومات ونسبة الخصوبة - أو بمعنى آخر القيمة الاقتصادية للنبات إذ غير خاف أن الخصوبة عامل أساسى في نجاح الصنف من الناحية الاقتصادية - وعلى ذلك فإن لم يكن الصنف ذى تركيب سيتولوجى سليم فإن خصوبته تكون قليلة فلا يصلح كصنف اقتصادى - وهذه من الأسس الواجب على المربي مراعاتها في برامج تربيته للمحاصيل - وسرى فيما يلى ثبوت نفس العلاقة بين التركيب السيتولوجى والسلوك الوراثى .

٧ - السلوك الوراثي للتضاعف الذاتي في نبات رباعي التضاعف :

رأينا أن كل كروموزوم هنا ممثل أربع مرات مع أنه في النبات الثنائي ممثل مرتين فقط - وحيث أن العامل الوراثي في النبات الثنائي ممثل مرتين (أى واحد لكل كروموزوم) وحيث أن النبات الرباعي ذات التضاعف الذاتى ما هو إلا ضعف النبات الثنائي من جميع الوجوه - نستنتج أن العامل الوراثي يكون في النبات الرباعي ممثلاً أربع مرات (أى واحد لكل كروموزوم أيضاً) - وهذا يدعى إذ أن كروموزوم المجموعة الأحادية الذى يحمل عاملاً وراثياً ما يتواجد مرتان فقط في النبات الثنائي وبذلك يتكرر العامل مرتان فيه - ويتواجد هذا الكروموزوم في النبات الرباعي أربع مرات وبذلك يتكرر العامل الوراثي أربع مرات هو الآخر .

ووجود العامل أربع مرات يتبعه بطبيعة الحال عدد أكبر من التركيبات الوراثية عما إذا كان موجوداً مرتين فقط - فإذا أخذنا زوجاً من العوامل الوراثية المتضادة ولنفرض أنه (Aa) فقد وجدنا في النبات الثنائي أن هناك ثلاثة احتمالات وراثية فقط هي :-

(1) (AA) نقي سائد . (2) (Aa) خليط سائد . (3) (aa) نقي متنحى .

أما في النبات الرباعي حيث يوجد هذا العامل أربع مرات فلا بد أن تكون هناك احتمالات لتركيبات وراثية أكبر عدداً عن حالة النبات الثنائي - ولقد ثبت أن هناك خمسة تركيبات وراثية هي :-

١ - (AAAA) وهو نقي سائد ويسمى Quadruplex

٢ - (AAAa) « خليط سائد » Triplex

٣ - (AAaa) « « « Duplex

٤ - (Aaaa) « « « Simplex

٥ - (aaaa) « نقي متنحى » Nulliplex

فاذا عملنا مقارنة بين التركيبات الوراثية (genotypes) في كلتا الحالتين وجدنا الفروقات الآتية :-

- ١ - عدد هذه التركيبات في الثنائي ثلاثة أما في الرباعي فهي خمسة .
- ٢ - عدد التركيبات السائدة في الثنائي اثنان أما في الرباعي فهو أربعة .
- ٣ - عدد التركيبات الخليطة (heterozygous) في الثنائي واحد فقط أما في الرباعي فهي ثلاثة .
- ٤ - يتساوى عدد التركيبات النقية (homozygous) في الحالتين وهما اثنان أحدهما سائد والآخر متنحي .

٥ - التركيبات المتشابهة في الحالتين (فيما عدا التضاعف) هي :-

(AA) في الثنائي ويقابله (AAAA) في الرباعي بالتضاعف

(Aa) » » » (AAaa)

(aa) « « « (aaaa)

وبتميز الرباعي بوجود تركيبين آخرين هما (AAAA) ، (Aaaa) ليس لهما مقابل في الثنائي .

ولما كان الانعزال الوراثي ينشأ دائماً عن استعمال التركيبات الخليطة إذ أنها هي التي تعطي أنواعاً مختلفة من الحاميطات أثناء عملية الانقسام الاختزالي - ولما كان النبات الثنائي به تركيب خليط واحد فقط أما الرباعي فيه ثلاثة تركيبات خليطة - فاننا نستنتج أن نسب الانعزال التي يمكن أن تنتج عن تهجينات في النباتات الرباعية تكون أكثر من مثيلاتها في تهجينات النباتات الثنائية .

ولقد رأينا أن هناك نسبتان للانعزال فقط في النباتات الثنائية لزوج واحد من الصفات المتضادة وهما :-

أولاً : (Aa) بالتلقيح الذاتي أو بالتجين مع شبيه له أى (Aa × Aa) يعطينا النسبة (A : a) 3 : 1 (قانون مندل الأول) .

ثانياً : التجين الرجعى بين الخليط والنقى المتنحى أى (aa × Aa) يعطينا النسبة (Aa : AA) (Backcross)

وسندرس الآن الانعزالات فى النبات الرباعى ذات التركيب الخليط (AAaa) إذا لقح ذاتياً أو عمل تجين بينه وبين شبيه له — أى نتيجة التجين (AAaa × AAaa)

وأول ما يجب معرفته فى أى تجين هو أشكال الحاميطات الناتجة ومدى تكوينها بالنسبة لبعضها البعض — وللوصول إلى ذلك نذكر النقاط الآتية :—

١ — عندنا أربعة كروموزومات متشابهة كل واحد منها يحمل عاملين من هذه العوامل الأربعة .

٢ — تتحد هذه الكروموزومات الأربعة عند بدء الانقسام الاختزالى بالشروط السابق شرحها .

٣ — بعد انتهاء تطورات الانقسام الاختزالى تتكون منها مجموعة رباعية (quadrivalent) وتنظم على المحيط الاستوائى استعداداً للانفصال .

٤ — ينفصل اثنان إلى أحد القطبين والاثنان الآخران إلى القطب المضاد .

٥ — يتكون الـ (Tetrad) بحيث يحوى كل واحد من خلاياه الأربع اثنين من هذه العوامل (أى نصف العدد فى الخلية الأصلية) .

بهذه الأسس يمكننا تحديد أنواع الحاميطات التى تتكون ونسبتها لبعضها البعض — فبينما نجد أن النبات الثنائى الخليط (Aa) يعطينا نوعين من الحاميطات فقط هما (A) ، (a) بنسبة متساوية — نجد أن النبات الرباعى الخليط (AAaa) يعطينا ستة تشكيلات من الحاميطات بالنسبة الآتية: (AA : 4 Aa : 1 aa)

وعدد الجاميطات في أى تركيب وراثي يستخرج من المعادلة الآتية :-

$$x = \frac{n!}{r!(n-r)!}$$

حيث x = عدد الجاميطات الناتجة .

n = عدد الكروموزومات في الزيجوتة (وهو هنا 4 لعامل واحد) .

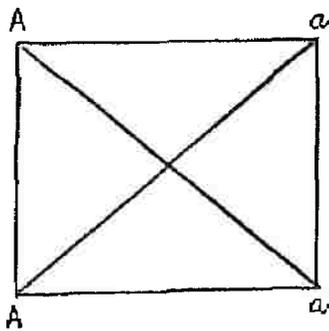
r = عدد الكروموزومات في الجاميطة (وهو هنا 2 لعامل واحد) .

! = رمز حسابي (factorial) واستعماله مع أى رقم يقصد به حاصل ضرب هذا الرقم في جميع الأرقام ابتداء من الرقم الذي ينقصه بواحد ثم اثنين وهكذا إلى الرقم واحد نفسه .

فمثلا ($4! = 4 \times 3 \times 2 \times 1$) وهكذا .

وفي حالتنا الراهنة حيث نتعامل مع أربعة كروموزومات متشابهة نجد أن ($x = 6$) ومعنى هذا أنه ينتج ستة أنواع من الجاميطات .

ويمكن بطريقة أخرى معرفة نسب الجاميطات من الشكل الهندسي في (شكل ٥٤) حيث تتمثل الجاميطات في أضلاع المربع وقطريه .



(شكل ٥٤)

شكل هندسي لمستطيل أو مربع وقطراه

تستخرج منه أشكال الجاميطات الناتجة من نبات رباى

ذاتي النضاعف تركيبه الوراثي (Duplex) أى (AAaa)

وبما أن هذا السلوك متشابه في تكوين الخلايا التناسلية الذكورية وكذلك الانثوية فيمكننا من (الجدول رقم ٨) أن نحصل على التركيبات الزيغوتية الناشئة .

(جدول ٨)

جدول يبين التركيبات الوراثية الزيغوتية الناشئة عن التلقيح الذاتي لنبات رباعي الكروموزومات خليط تركيبه (AAaa)

حبوب اللقاح			البويضات
1 aa	4 Aa	1 AA	
1 AA	4 AA	1 AA	1 AA
1 aa	4 Aa	1 AA	
4 Aa	16 Aa	4 Aa	4 Aa
4 aa	4 Aa	4 AA	
1 aa	4 aa	1 aa	1 aa
1 aa	4 Aa	1 AA	

وبفحص هذا الجدول تتضح النقاط الآتية :-

١ - النسب التي تتواجد بها مختلف التركيبات الوراثية (Genotypic ratio)

هي :- AAAA : AAAa : AAaa : Aaaa : aaaa
1 : 8 : 18 : 8 : 1

٢ - النسب المورفولوجية فيما يختص بالسيادة والتنحي (Phenotypic ratio)

هي :- (a 1 : A 35) أي نسبة (1 : 35)

وهي النسبة المقابلة لنسبة (3 : 1) في حالة النبات الثنائي .

وبنفس الطريقة يمكننا معرفة النسبة الناتجة من التهجين الرجعي (backcross) بين هذا النبات (Duplex) والنبات التام التنحي (nulliplex) أى التهجين ($aaaa \times AAaa$) فنجد أن النسبة المورفولوجية تكون (٥ : ١) وهى التى تقابل النسبة (١ : ١) فى النبات الثنائى .

رأينا إذن أن النبات الرباعى (AAaa) وهو المقابل للثنائى (Aa) يعطينا نسبتين للانعزال هما (١ : ٣٥) بالتلقيح الذاتى ، (١ : ٥) بالتهجين الرجعى يقابلهما (١ : ٣) ، (١ : ١) فى النبات الثنائى .

وبما أن النباتات الرباعية تشمل تركيبات خليطة أخرى لا مقابل لها فى النباتات الثنائية وهذه هى (Aaaa ، AAAa) — فلا بد وأن نتظر من هذه نسب وراثية خاصة عند استعمالها فى مختلف التهجينات — وقد وجد بالتفعل أن استعمالها بالطرق الآتية يؤدى إلى النسب التى تنتج عنها وهى :-

$$١ - (Aaaa \times AAaa) \text{ تعطى النسبة } (١ : ١١) .$$

$$٢ - (Aaaa) \text{ بالتلقيح الذاتى } \textcircled{0} \textcircled{0} (١ : ٣) .$$

$$٣ - (aaaa \times Aaaa) \textcircled{0} \textcircled{0} (١ : ١) .$$

نرى من هذا أن النسب الوراثية للانعزال فى النباتات الرباعية ذات التضاعف الذاتى هى خمسة نسب كالاتى :-

$$. (١ : ٣٥) ، (١ : ٥) ، (١ : ١١) ، (١ : ٣) ، (١ : ١) .$$

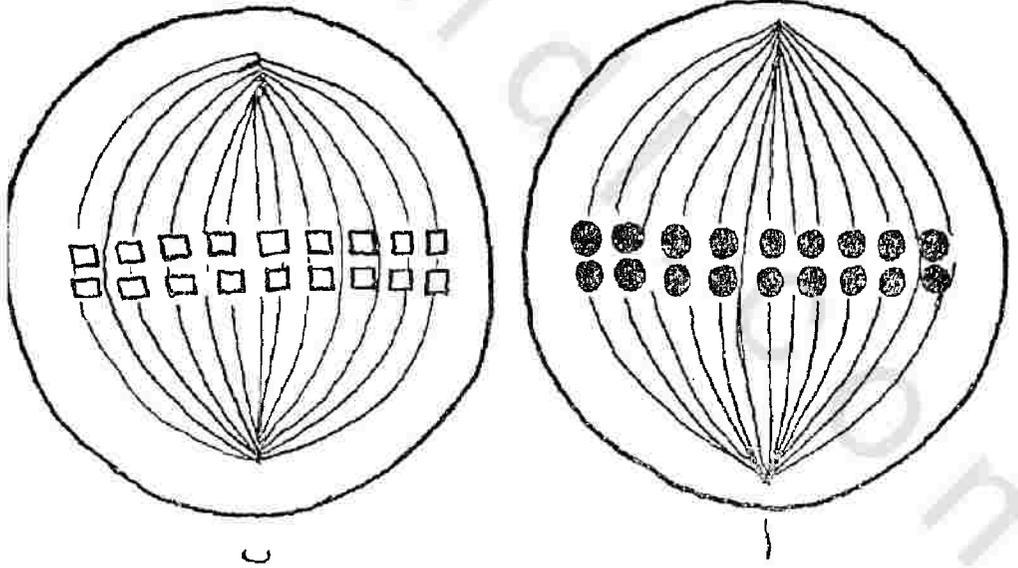
أما فى النباتات الثنائية العادية فهناك نسبتان اثنتان فقط هما — (١ : ٣) ، (١ : ١) .

وغنى عن الذكر أن هذا ينصب على زوج واحد من العوامل المتضادة يكون موجوداً مرتان فقط فى النبات الثنائى وأربع مرات فى الرباعى نتيجة للتضاعف الذاتى .

٨ - السلوك السيتولوجي للتضاعف الهجينى فى نبات رباعى التضاعف
(Allotetraploid)

ينشأ النبات الرباعى ذات التضاعف الهجينى (Allotetraploid) من نبات ثنائى نشأ عن تهجين طبيعى أو صناعى بين صنفين أو نوعين من النباتات يختلفان عن بعضهما البعض من حيث التشابه الكروموزومى - ويكون هذا النبات الثنائى عادة عقياً لأسباب سنذكرها بعد - فإذا حصل تضاعف كروموزومى فيه ينتج النبات الرباعى الذى يكون عادة خصباً خصوصاً تامة - وسنشرح فيما يلى هذه الخطوات بالتتالى فى حالة واقعية :-

١ - الجنس (Primula) يشمل ضمن مايشمل النوعين (P. Verticillata و P. Floribunda) - وكلا منهما ثنائى الكروموزومات فيه (٢ ن = ١٨) ويتمتعان بخصوبة تامة لسلامة المجموعة الكروموزومية فيهما مما يجعل عملية الانقسام الاختزالى منتظمة بتكوين مجاميع كروموزومية ثنائية (bivalent) بانتظام تام وعدد هذه الأزواج تسع فى كل منها (شكل ٥٥).



(شكل ٥٥)

عمليات الانقسام الاختزالى المنتظمة فى كل من النوعين (١) (Floribunda) و (ب) (Verticillata) وكل منهما يكون تسعة أزواج كروموزومية (bivalents) وترى هنا هذه الأزواج فى كل منهما وقد انفصلت فى المحيط الاستوائى السغرى وقد رمز لكروموزومات (١) بدائرة سوداء و لكروموزومات (ب) بمربع أبيض .

٢ - عند عمل تهجين بين هذين النوعين نشأ هجين ثنائي سمي (P. Kewensis) نسبة إلى حدائق (Kew) المشهورة في إنجلترا حيث ظهر هناك أول مرة بشكل طبيعي (وأمكن بعد ذلك عمله صناعياً كما نقول هنا) .

٣ - كان هذا الهجين الثنائي عقيماً تماماً وعند دراسته سيتولوجياً اتضح الآتي :-

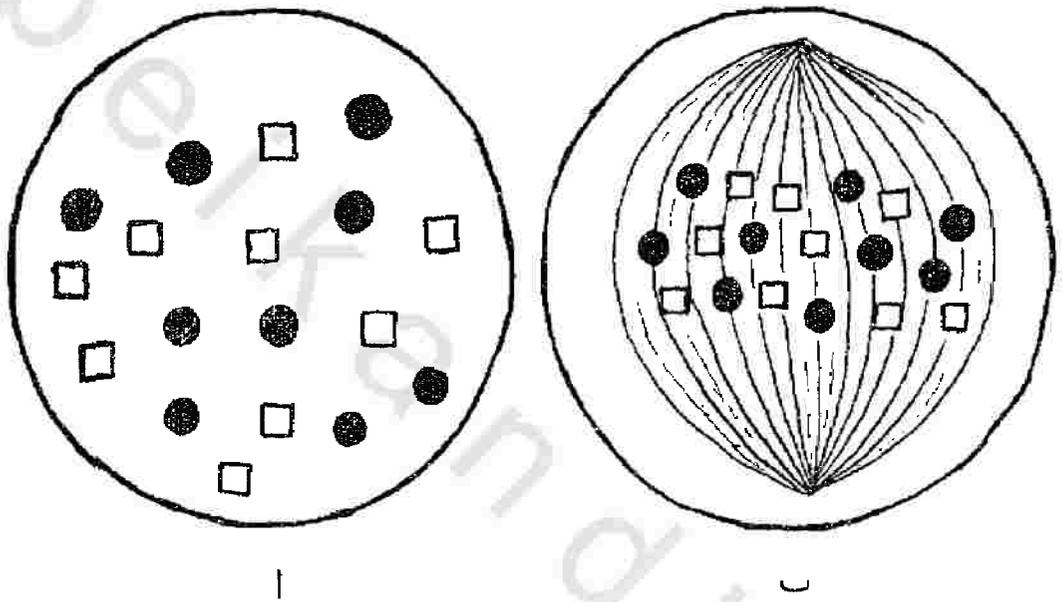
(١) عدد الكروموزومات في الخلايا الخضرية فيه ١٨ أى أن (٢ ن = ١٨) مثل أبويه - وبديهي أن هذه الـ ١٨ كروموزوما هي عبارة عن ٩ من الأب Floribunda + ٩ من الأب Verticillata حيث أن كلا منهما يساهم بخلية جاميطية أحادية بها ٩ كروموزومات .

(ب) عند دراسة عملية الانقسام الاختزالي وجد أن جميع كروموزوماته الـ ١٨ تبقى منفردة أى غير متحدة أى على شكل (univalents) لا تنظم على المغزل (شكل ١٥٦ ، ب) .

(ج) معنى هذا أن التشابه منعدم تماماً بين كروموزومات الأبوين وبذلك لم يحصل تجاذب بينهما يؤدي إلى الاتحاد العادي بين كل كروموزومين متشابهين .

(د) هذا هو تفسير العقم التام في هذا الهجين الثنائي ، إذ أن الكروموزومات المنفردة تسلك سلوكاً غير منتظم أثناء عملية الانقسام الاختزالي بحيث لا تتكون خلايا تناسلية محتوية على المجموعة الكروموزومية اللازمة لجعلها حية مكتملة النشاط - والحال هنا مشابه تماماً لحالة العقم في البغل الذي هو هجين بين الخصان والحمار حيث لا يوجد تجانس أو تشابه بين كروموزوماتهما .

٤ - لاحظ المشرفون على هذه النباتات الثنائية العقيمة في حدائق (Kew) وجود فرع خصب واحد مثمر على إحدى النباتات - وقد وجد هذا الثمر كامل النمو محتويًا على بذور يدل مظهرها على حيوية تامة ونضج مكتمل .



(شكل ٥٦)

السلوك الكروموزومي في الهجين التثائي (*Priomula Kewensis*)

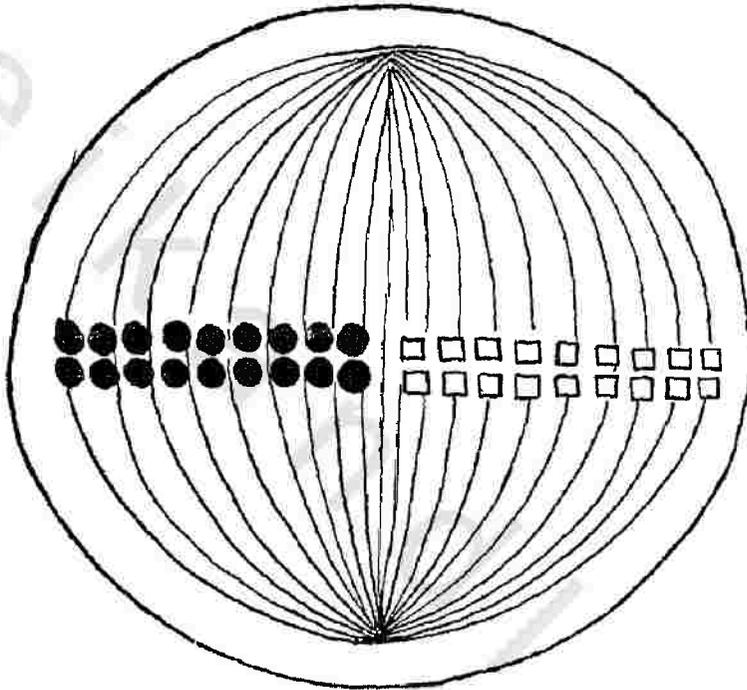
- ١ - المجموعة الكروموزومية وهي مكونة من ١٨ كروموزوماً منها تسعة من كل أب .
- ب - عند الانقسام الاختزالي لا يكون هناك تزاوج بين الكروموزومات المتضادة وبذلك لا تتظم الكروموزومات المفردة (Univalents) على المحيط الاستوائي .

ولقد أخذت هذه البذور وزرعت فنتج منها نباتات قوية خصبة مثمرة واستمرت على ذلك جيلاً بعد آخر بثبات وانتظام تامين - وبعمل الدراسات السيتولوجية اللازمة عليها اتضح الآتي :-

- ١ - عدد الكروموزومات في الخلايا الخضرية فيها ٣٦ أي ان (٢ ن

(٣٦ =) - ومعنى هذا أنها بالنسبة للعدد الأساسي للجنس وهو ٩ عبارة عن نباتات رباعية التضاعف أى (٤ س) أو (tetraploid)

٢ - عند دراسة عملية الانقسام الاختزالي وجد أن هذه الـ ٣٦ كروموزوما تكون ١٨ مجموعة ثنائية (bivalents) بانتظام تام (شكل ٥٧) .



(شكل ٥٧)

الانقسام الاختزالي

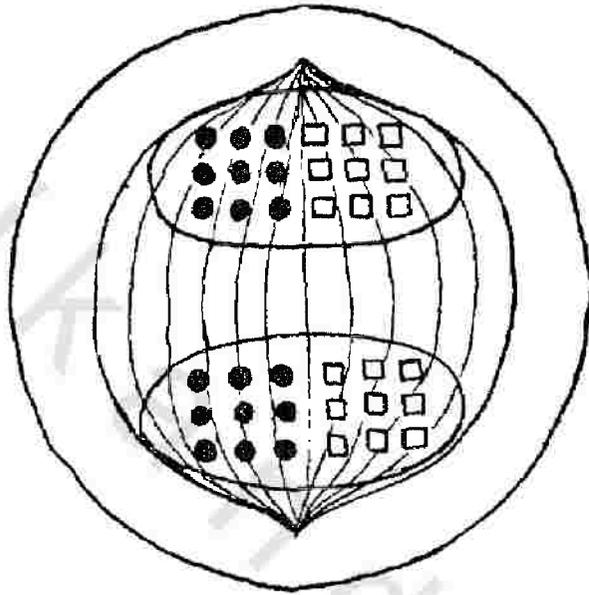
في الهجين الرباعي (Primula Kewensis)

حيث تتكون ١٨ مجموعة كروموزومية ثنائية (bivalents)

منها ٩ من كروموزومات أحد الآباء و ٩ من كروموزومات الأب الآخر (١)

(١) ان انتظام المجاميع على المحيط الإستوائى لا يلزم أن يكون بهذا الترتيب الفرضى - إذ ليس هناك ما يمنع تبادل ترتيبها بأى شكل كان - إنما المهم أنها جميعاً تنظم على المحور وزيادة على ذلك فإن أى مجموعة منها على بين كروموزومين من نفس الأب .

٣ - تنتظم هذه الـ ١٨ مجموعة على المحيط الاستوائى للمغزل انتظاماً تاماً بحيث يتم الانفصال بنفس الانتظام حيث يشاهد كل قطب من أقطاب المغزل وقد اتجه إليه ١٨ كروموزوماً (شكل ٥٨)



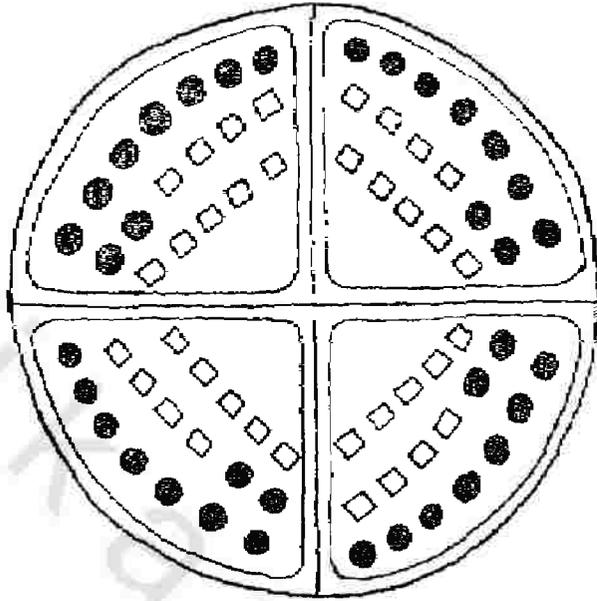
(شكل ٥٨)

انتهاء الانقسام الاختزالي الأول وتكوين دور الخليتين (Dyad) وبكل منهما ١٨ كروموزوماً منها ٩ من كل من الأبوين

وهذه تنقسم انقساماً خضرياً عادياً فتتكون الخلايا الرباعية (tetrads) محتوية كل منها على ١٨ كروموزوماً أى نصف العدد الموجود فى الخلايا الخضرية (شكل ٥٩).

٤ - هذا السلوك المنتظم يفسر ظاهرة الخصوبة التامة المميزة لهذه النباتات الرباعية التضاعف إذ أن جاميطاتها تكون سليمة التكوين تحتوى على المجموعة الكروموزومية اللازمة لحيويتها واكتمال نشاطها فى عمليات الإخصاب وتكوين البذور.

ولقد عكف المختصون على إيجاد التفسيرات اللازمة لهذا التغيير الذي نشأت عنه خصوبة بعد عقم وأدى بحثهم إلى الاستنتاجات الآتية : -



(شكل ٥٩)

الدور النهائي في الانقسام الاختزالي وتكوين الرباعيات (Tetrads)

وكل خلية من هذه الأرباع خلايا عبارة عن حبة لقاح بها ١٨ كروموزوما ٩ من كل من الأبوين

١ - لا بد وأن يكون قد حصل تضاعف كروموزومي خضري في الخلية التي نشأ عنها الفرع الأصلي الخصب المثمر - ويستدل على ذلك من أن البذور التي تكونت على هذا الفرع أعطت نباتات وجد عدد الكروموزومات فيها متضاعفاً أي أنها كانت نباتات رباعية التضاعف (٤ س) بها ٣٦ كروموزوماً.

٢ - هذه الخلية التي تضاعفت كانت تحتوي قبل التضاعف على ١٨ كروموزوماً منها ٩ من الأب Floribunda ، ٩ من الأب Verticillata كما سبق القول - وحيث أن التضاعف الذي حصل في تكوين الفرع يشمل جميع الكروموزومات بحيث أن كل كروموزوم منها يتواجد مرتين - فالنتيجة الحتمية لذلك هي أن الـ ٣٦ كروموزوماً الموجودة في النباتات الرباعية تكون

عبارة عن ١٨ كروموزوماً Floribunda + ١٨ كروموزوماً Verticillata

٣ - في النباتات الثنائية التي تحتوي خلاياها على تسعة كروموزومات فقط من كل أب لم يحصل تزاوج بينها لعدم وجود تجانس أو تشابه بين كروموزومات الأبوين - أما هنا في النباتات الرباعية فنجد أن كل كروموزوم له شبيه من أصله ومن صلبه - ولذلك فإنه يتجاذب معه ويتحد معه في مبدأ نشاط الخلايا للانقسام الاختزالي .

٤ - نتيجة هذا أن الـ ١٨ مجموعة كروموزومية ثنائية (bivalents) التي تتكون هي في الحقيقة ٩ مجاميع ثنائية تمثل الـ ١٨ كروموزوم من الأب (Floribunda) + ٩ مجاميع ثنائية تمثل الـ ١٨ كروموزوم من الأب (Verticillata) - أو بمعنى آخر أن الـ ١٨ كروموزوماً من الأب (Floribunda) قد عملت فيما بينها ٩ مجاميع ثنائية وكذلك يكون قد تكونت ٩ مجاميع ثنائية من الـ ١٨ كروموزوماً من الأب الآخر (Verticillata)

فاذا رمزنا للكروموزوم من الأب Floribunda بدائرة سوداء ● - وللكروموزوم من الأب (Verticillata) بمربع أبيض □ فإن تطورات الأدوار المتتابة أولاً في كلا النباتين الأصليين ثم الهجين الثنائي ثم الهجين الرباعي مبيئة في (أشكال ٥٥) للأولى (النباتات الأصلية) ، (٥٦) للثنائية (الهجين الثنائي) ، (٥٧) للثالثة (الهجين الرباعي) - بما في ذلك الأدوار التي ذكرت فعلا والتي ستلونها فيما يلي من نقط .

٥ - نرى من هذا أن كلا من المجموعتين من الكروموزومات المتين تتجهيان إلى التطيين المتضادين تتكون من ١٨ كروموزوماً منها ٩ من كل من الأبوين كما هو موضح في (شكل ٥٨) .

٦ - ثم تنقسم كل من الخليتين الناتجتين انقساماً عادياً كالمعتاد لتتكون الجماع الرباعية المتلاحية (Pollen tetrads) وكل حبة لقاح منها تسع ١٨ كروموزوماً - أي العدد المختزل - وبطبيعة الحال يتم انقسام الشيء في تكوين الخلايا التناسلية لأنثية أي البويضات .

٧ - وبذلك تكون الخلايا التناسلية بنوعها محتوية على مجموعة كروموزومية كاملة وبذلك يتم التلقيح بالإخصاب وتتكون بذور رباعية الكروموزومات تحتوي على $18 + 18 = 36$ كروموزوماً كالأصل الرباعي تماماً - وبذلك يحافظ هذا النوع الرباعي على تكوينه من جيل لآخر بهذه الطريقة المنتظمة .

٨ - هذا الانتظام في السلوك السيتولوجي هو النتيجة الحتمية للتزاوج الذاتي (autosomes) في نبات هجين التضاعف (allopolyploid) وهو الذي يؤدي دائماً إلى تزاوج الكروموزومات ذات الأصل الواحد فقط وبذلك تكون مجموعات ثنائية فقط أي (bivalents)

وهناك نوع آخر من التزاوج يسمى بالتزاوج الهجينى (allosyndesis) وهو الذى يحصل إذا كان هناك شيئاً من التشابه بين الكروموزومات التى ليست من أصل واحد كأن نتصور تزاوجاً بين كروموزوم من الأب (Fleribunda) مع آخر من الأب (Verticillata) - وفى النباتات التى يحصل فيها هذا النوع من التزاوج جنباً إلى جنب مع التزاوج الذاتى فان عملية الانقسام الاختزالى لا تكون كاملة الانتظام مما يؤدي إلى بعض العقم .

٩ - نرى من هذا أن الطريقة المثالية لفحصوبة التامة هى تلك التى تنشأ عن تزاوج ذاتى في نبات هجينى التضاعف أى (autosomes in an allopolyploid) والسلوك في هذه الحالة يكون مشابهاً تماماً لسلوك النباتات الثنائية الكروموزومات (Diploids) من حيث تكوين مجاميع ثنائية فقط بانتظام تام أى تكوين (bivalents)

١٠ - ولكن تكون القصة كاملة - يجب أن نشير إلى أنه في بعض الحالات يحصل التزاوج الهجينى (allosyndesis) في النبات الثنائى العقيم (P. Kewensis) بين بعض الكروموزومات من كلا الأبوين - وبذلك تتكون نسبة ضئيلة جداً من المجاميع الثنائية فيه bivalents

ويتمثل هذا في النبات الرباعي الهجينى حيث يشاهد فيه تكوين نسبة ضئيلة جداً من المجاميع الرباعية (quadrivalents) - إلا أن ذلك يحصل بندرة لا تؤثر إطلاقاً على انتظام عملية الانقسام الاختزالي - إذ أن نسبة حصوله صغيرة جداً وفي عدد قليل جداً من الخلايا الأمية - وهذا ما يجعل أثره في خصوبة النبات يكاد يكون معدوماً - فالنبات الهجينى الرباعى (P. Kewensis) (4 x) نبات خصب مائة في المائة أو يقرب من ذلك جداً جداً .

٩ - السلوك الوراثى للتضاعف الهجينى :

لا شك في أن نسب الانعزالات الوراثية تتوقف لدرجة كبيرة على طريقة السلوك السيتولوجى للكروموزومات أثناء عملية الانقسام الاختزالي - وحيث أن النباتات الرباعية ذات التضاعف الهجينى تشابه النباتات الثنائية في سلوكها السيتولوجى - حتى أنها تسمى فعلاً بالشبه ثنائية (amphidiploids) - من حيث كونها تكون مجاميع ثنائية فقط أى (bivalents) - فاننا نستنتج أن سلوكها الوراثى هو الآخر يجب أن يشابه سلوك النباتات الثنائية من حيث النسب الوراثية للانعزالات .

وهذا هو الواقع إذ أن كثيراً من الصفات الوراثية تورث بنسب تتمشى تماماً مع قانون مندل الأول فتعطى (٣ : ١) عند التلقيح الذاتى إذا كان النبات خليطاً لزوج واحد من الصفات المتضادة ونسبة (١ : ١) عند تهجينه رجعيّاً مع النبات المتنحى النتى .

على أن هناك ميزة وراثية كبرى تمتاز بها النباتات الرباعية ذات التضاعف الهجينى عن قريناتها الثنائية - وهذه الميزة نصل إلى كنهها من الإلمام بالنقط الآتية :-

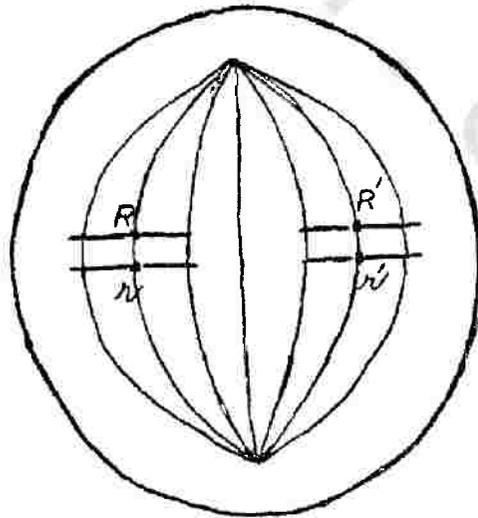
١ - معلوم لنا أن النبات الرباعى الذى نحن بصددده تتكون مجموعته الكروموزومية من مجموعتين من أبوين ثنائيين مختلفين .

٢ - ومعلوم أيضاً أن كلا من هاتين المجموعتين الثنائيتين تكون فيما بينها مجاميع ثنائية (bivalents) أثناء الانقسام الاختزالي .

٣ - فلو فرضنا أن صفة من الصفات الوراثية - ولنفرض أنها (R) كانت خليطة في كل من الأبوين الأصليين - ولنفرض أنها (Rr) في أحدهما ، (R'r) في الآخر - فتكون النتيجة أن هذه الصفة نفسها تتكرر أربع مرات في النبات الرباعي الذي يكون تركيبه الوراثي حينئذ (Rr R'r)

٤ - هذا التركيب الوراثي مشابه لحد كبير مع مثيله المسمى (Duplex) في النباتات الرباعية الذاتية التضاعف - مع فرق كبير هو طبيعة سلوكها أثناء عملية الانقسام الاختزالي .

٥ - فبينما نجد أن الأربعة كروموزومات في حالة التضاعف الذاتي تتحد جميعها في مجموعة رباعية واحدة (quadrivalent) ويكون نتيجة ذلك أن نسبة الانعزال تصير (R ٣٥ : r ١) كما ذكرنا - فإنها في حالتنا الراهنة في التضاعف الهجينى تكون مجموعتين ثنائيتين (2 bivalents) بحيث أن الكروموزوم الذى يحمل (R) يتحد مع زميله الذى يحمل (r) لأنهما من نفس الأب أو الأصل - وفي نفس الوقت يتحد الكروموزوم الذى يحمل (R') مع زميله وشبيهه الذى يحمل (r') لأنهما من الأب الآخر كما هو مبين في (شكل ٦٠)



(شكل ٦٠)

النور المتوسط الأول في الانقسام الاختزالي لنبات رباعي هجين التضاعف (Allotetraploid) خليط لزوجين من الصفات (Rr R'r')

٦ - وعند الانفصال حينئذ تتكون الجاميطات الآتية بالنسب الميئة أمام كل منها :-

($1 RR : 2 Rr : 1 rr$) - ويحصل هذا في تكوين الخلايا التناسلية في كلا الجنسين ومن (جدول ٩) نرى أن نسبة الانعزال تكون ($15 R : 1 r$).

(جدول ٩)

الزيجوتات المتكونة ونسبها في النبات الرباعي

ذات التضاعف المهجينى ($Rr R'r$) عند تلقيحه ذاتياً

حبوب اللقاح			البويضات
$1 rr$	$2 Rr$	$1 RR$	
$1 RR$	$2 RR$	$1 RR$	$1 RR$
$1 rr$	$2 Rr$	$1 RR$	
$2 Rr$	Rr	Rr	$2 Rr$
$2 rr$	$4 Rr$	$2 RR$	
$1 rr$	$2 rr$	$1 rr$	$1 rr$
$1 rr$	Rr	RR	

٧ - ان هذه النسبة هي نسبة مشابهة للنسبة التي تنتج عن وجود عوامل مزدوجة (Duplicate) في النباتات الثنائية الكروموزومات - أي أنها نسبة ثنائية (diploid ratio) - وذلك لأن العامل (R) ومضاده (r) مكرران مرتان أي مزدوجان .

٨ - كثيراً ما تكون نسب الانعزال في هذه النباتات الرباعية ذات التضاعف المهجينى ($3 : 1$) لعدد كبير من الصفات الوراثية - ويكون هذا بطبيعة الحال ناشئاً عن أن أباً واحداً فقط من آبائه كان خليطاً لهذه الصفة .

٩ - هناك نباتات سداسية التضاعف الهجيني (Allohexaploids) مثل القمح الهندي وهذه تجمع المجموعات الكروموزومية لثلاثة آباء ثنائية الكروموزومات - فلو فرضنا انها جميعاً كانت خليطة لنفس الصفة بأن كان الأيون (Rr) واثاني (R²r²) والثالث (R³r³) - فان التركيب الوراثي للهجين السداسي يكون (Rr R²r² R³r³) - وهذا بالتلقيح الذاتي يعطينا نفس النسبة لثلاث أزواج من العوامل المتضادة - أي (R ٦٣ : r ١) وذلك لأن هذه الستة كروموزومات تتشكل في ثلاثة مجاميع ثنائية (3 bivalents) في الانقسام الاختزالي .

١٠ - من ذلك نرى الميزة الكبرى التي سبق الإشارة إليها للنباتات ذات التضاعف الهجيني بمقارنتها بمثيلاتها ثنائية الكروموزومات .

فانه مما يميز الصنف أن تكون النسب التي تظهر فيها الصفات الوراثية المتنحية المميتة (lethals) - أو الصفات الغير مرغوبة عموماً - أن تكون نسب ظهورها بسيطة جداً بالنسبة للمجموعة كلها - فمثل هذه الصفات تظهر في النبات الثنائي بنسبة (١ : ٣) أي ١/٣ المجموع - أما في الرباعي ذات التضاعف الهجيني فانها تتضاعف إلى (١ : ١٥) أي ١/١٥ من المجموع - ثم انها في النبات السداسي ذات التضاعف الهجيني تتضاعف أكثر وأكثر لتصل إلى (١ : ٦٣) أي ١/٦٣ من المجموع وهكذا .

١١ - من كل ذلك نستخلص الأهمية الاقتصادية للمحاصيل الزراعية الهامة مثل القطن والقمح وغيرهما - التي تتبع أنواع النباتات ذات التضاعف الهجيني من حيث سلوكها السيتولوجي الذي يكون منتظماً انتظاماً تاماً لتشابهها مع النباتات الثنائية - بالإضافة إلى الميزة الكبرى السابق الإشارة إليها - وعلاوة على ذلك فانها تكون أقوى في النمو وأوفر في المحصول وبطرق خاصة من طرق التربية تكون أقدر على مقاومة الأمراض والتقلبات البيئية عن النباتات الثنائية .